УДК 591.481 : 599.537

О. В. Нечаева

ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ МОРФОЛОГИЯ ГАНГЛИОНАРНОГО АППАРАТА МАТКИ ДЕЛЬФИНОВ

Проблема нервной регуляции воспроизводства — важнейшей функции живого организма — издавна привлекает внимание ученых. Однако, несмотря на более чем вековую историю изучения гениталий млекопитающих, регуляция функции этих органов составляет актуальную и во многом нерешенную проблему, имеющую как общебиологическое, так и практическое значение. В полной мере это относится к морским млекопитающим, морфология периферической нервной системы которых лишь сравнительно недавно оказалась в поле зрения исследователей. В проанализированной нами литературе отсутствуют данные по иннервации внутренних гениталий китообразных. В то же время целый ряд исследований посвящен изучению иннервации половой сферы самок наземных млекопитающих (Синицын, 1916; Гурвич, 1960; Зорина, 1965; Рахишев, 1971 и др.). Сопоставление данных различных авторов свидетельствует о том, что морфология нервов и сплетений репродуктивных органов у различных видов млекопитающих сохраняет общий план строения, обнаруживая при этом видовые особенности. Однако, несмотря на всестороннее и глубокое изучение проблемы, до настоящего времени существует ряд спорных вопросов, имеющих принципиальное значение для понимания механизма деятельности репродуктивной системы в целом. Одним из таких вопросов является спор о центрах маточных сокращений.

Все вышеизложенное послужило основанием для исследования, целью которого было изучение морфологии интрамуральной нервной системы матки дельфиновых при различных функциональных состояниях.

Материалом служили изолированные препараты матки и пробы органа трех видов дельфинов — афалины (*Tursiops truncatus*) — 17 экз., морской свиньи (*Phocaena phocaena*) — 18 экз., обыкновенного дельфина (*Delphinus delphis*) — 7 экз. Среди исследованных животных были 7 ♀ с различными сроками беременности. Материал для гистологического исследования брали в течение 1—3 ч после смерти животного. Кусочки органа фиксировали в 12 %-ном растворе нейтрального формалина, а затем обрабатывали по методике Бильшовского-Грос в различных модификациях включая оригинальную.

Полученные данные свидетельствуют, что интраорганный нервный аппарат матки дельфинов представляет собой единое нервное сплетение, пронизывающее все слои стенки органа. В его состав входят смешанные пучки нервных волокон, одиночные волокна, чувствительные и вегетативные, образованные ими концевые нервные структуры, а также ганглиозные элементы. Соответственно слоям маточной стенки определяются подсерозное, межмышечное и слизистое нервные сплетения матки. Все слои сплетения связаны между собой и имеют индивидуальные черты строения. Самым мощным является нервное сплетение миометрия. Оно образовано в основном вегетативными нервными волокнами, которые преобладают и в других слоях сплетения. Афферентные нервные волокна отличаются аргентофильностью, часть из них обнаруживает явные признаки раздражения.

Рецепторный аппарат интрамурального нервного сплетения матки представлен как свободными, так и несвободными неинкапсулированными нервными окончаниями. Последние определяются в субсерозном и межмышечном нервном сплетениях. Вегетативные нервные волокна во множестве сопровождают кровеносные сосуды, вступают с последними в тесные взаимоотношения, выполняя, по-видимому, сосудодвигательную функцию.

Характерной особенностью интраорганного нервного аппарата матки дельфинов является наличие в нем ганглиозных элементов. Последние входят в состав нервного сплетения миометрия. В большинстве слу-

чаев это псевдоуниполярные нейроны. Они имеют округлую или грушевидную форму, эксцентрично расположенное ядро. В некоторых случаях ядро светлое по сравнению с темноокрашенным телом клетки. Единственный отросток более или менее извитый, деление его на нейрит и дендрит происходит, по-видимому, на значительном расстоянии от тела клетки, поскольку нам ни разу не приходилось его наблюдать. Располагаются псевдоуниполярные нервные клетки обычно по ходу нервных стволов, в которые и вплетаются своими длинными неветвящимися отростками. Иногда они образуют самостоятельные ганглии, состоящие исключительно из одноотростчатых нейронов (рисунок, *1, 2*). Известно, что подобные клетки обычно входят в состав спинномозговых и многих церебральных ганглиев, являясь по своей функции первично чувствительными клетками. Однако в последние годы стали появляться указания на наличие псевдоуниполярных клеток, лежащих атипично (Шиндин, 1959; Зорина, 1965; Леонтюк, 1966). Эти данные нельзя считать неожиданными, поскольку в настоящее время твердо установлено, что нервные клетки появляются на периферии в результате их выселения из центральной нервной системы. В нашем случае псевдоуниполярные клетки встречались в составе вегетативного нервного сплетения шейки, тела и рогов матки. О том, как попали сюда эти клетки можно говорить лишь предположительно. По-видимому, они мигрировали из спинальных ганглиев поясничной и крестцовой области. В пользу этого предположения говорит наличие их в тазовом сплетении (Шиндин, 1959), через которое они могут попадать в ганглии матки. По современным представлениям псевдоуниполярные нейроны, наряду с клетками II типа Догеля, относят к чувствительным нейронам автономной нервной системы, поскольку картина развития их соответствует картине развития клеток спинномозговых узлов (Колосов, 1964).

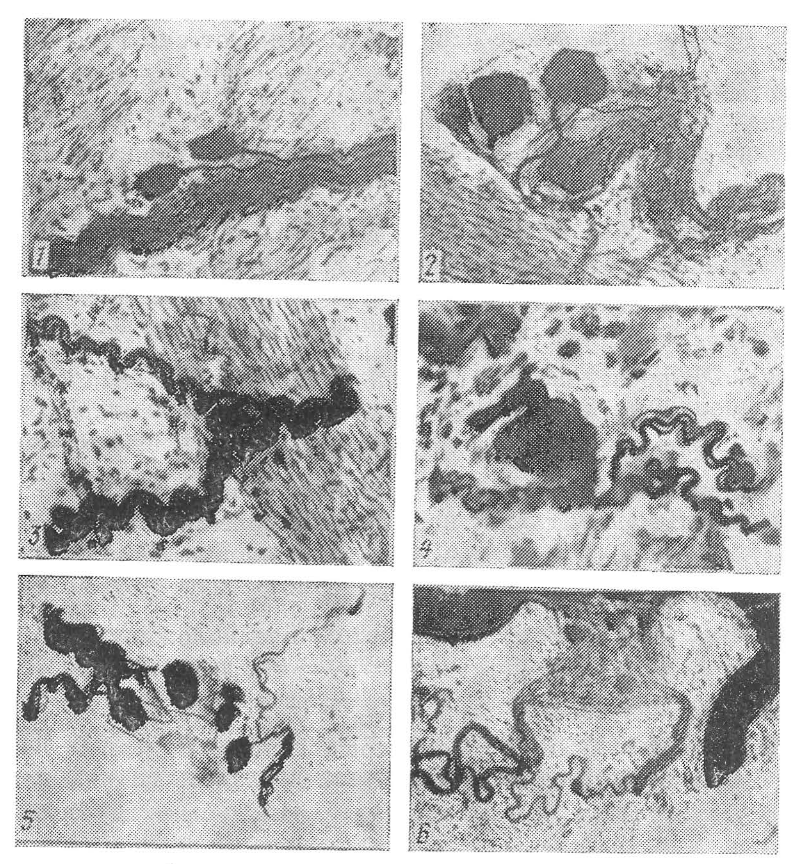
Кроме описанной формы нервных клеток мы обнаружили также биполярные нейроны. Тело у них вытянутой формы, отростки отходят от противоположных полюсов его (рисунок, *3*). Как и описанные выше нейроны, биполярные нервные клетки являются рецепторными нейронами автономной нервной системы.

В межмышечном нервном сплетении матки дельфинов определяются также мультиполярные нервные клетки. Для них характерна округлая, овальная или звездчатая форма, пять—семь коротких отростков. По своим морфологическим признакам мультиполярные нейроны относятся к клеткам I типа Догеля, т. е. являются двигательными вегетативными нейронами. Кроме формы тела эти клетки различаются между собой и по размерам, что, по-видимому, связано с различной степенью дифференцировки их. Наряду с дифференцированными нейронами в узлах имеются нервные клетки типа нейробластов (рисунок, *4, 5*).

Описанные формы двигательных и чувствительных нейронов образуют небольшие нервные узлы в нервном сплетении миометрия исследованных видов дельфинов. В состав этих ганглиев входит пять—десять нервных клеток. Чувствительные клетки обычно крупнее двигательных. Нейроны в узле различаются между собой и по степени окраски, что, вероятно, связано с различным функциональным состоянием их в момент фиксации (рисунок, *6, 7*).

Нервная система матки в условиях нормальной жизнедеятельности находится под влиянием многочисленных и очень сложных процессов перестройки и адаптации к изменяющемуся функциональному состоянию. Особенно значительная перестройка происходит в период беременности.

Некоторые авторы не наблюдали каких-либо заметных изменений в интраорганном нервном сплетении беременной матки (Синицын, 1916). По данным же большинства исследователей (Разумовский, 1881; Оноприенко, 1955; Гурвич, 1960) и нашим собственным наблюдениям (Нечаева, 1978) при беременности происходит значительная перестройка



Иннервация матки дельфинов:

1 — Псевдоуниполярные нейроны в нервном сплетении миометрия афалины (импрегнация по Кампосу, микрофото, ×140); 2 — Ганглий в межмышечном нервном сплетении матки морской свиньи (импрегнация по Бильшовскому-Грос, микрофото, ×200); 3 — Биполярная нервная клетка в нервном сплетении миометрия афалины (импрегнация по Бильшовскому-Грос, микрофото, ×140); 4 — Клетка I типа Догеля на границе межмышечного и субсерозного нервных сплетений матки обыкновенного дельфина (импрегнация по Кампосу, микрофото, ×280); 5 — Микроганглий на границе межмышечного и субсерозного нервных сплетений матки морской свиньи (импрегнация по Кампосу, микрофото, ×140); 6 — Микроганглий в нервном сплетении миометрия афалины (импрегнация по Бильшовскому-Грос, микрофото, ×100).

нервного аппарата матки, которая выражается прежде всего в проявлениях роста нервных волокон. Линейный рост нервных структур по растягивающимся тканям беременной матки сохраняет неизменность количественных соотношений между нервными волокнами и иннервируемым субстратом. Таким образом обеспечивается нормальное функционирование увеличившейся во много раз матки.

Указанные изменения нервной ткани, безусловно, затрагивают и маточный ганглионарный аппарат дельфинов. Наблюдая последний по мере развития беременности, мы отметили некоторое увеличение количества нейронов в ганглиях миометрия. В литературе имеется сообщение о появлении нервных клеток в теле матки к концу беременности, в то время как до беременности они там полностью отсутствовали (Бакшеев и др., 1967). Высказывается предположение о том, что нейроны либо возникли из нейробластов, которые имеются в мышце матки, либо мигрировали из юкстамуральных ганглиев, окружающих матку. Однако нам ближе точка зрения А. А. Зориной (1965), которая пишет о том, что численное увеличение нервных клеток в ганглиях шейки матки во время беременности происходит за счет амитотического деления нейронов. И хотя на наших препаратах нам не удалось наблюдать амитоти-

ческого деления нервных клеток маточных ганглиев, однако мы допускаем, что амитозы должны иметь здесь место в период беременности.

Анализ полученных данных в свете данных литературы свидетельствует, что интрамуральная нервная система матки исследованных видов дельфинов резко отличается от таковой у наземных млекопитающих и человека наличием в ней ганглиозных элементов.

Долгое время в литературе продолжалась дискуссия по вопросу о центрах маточных сокращений. Была выдвинута так называемая «миогенная» теория, согласно которой все двигательные явления гладкой мышцы матки происходят благодаря импульсам, зарождающимся в самом гладкомышечном волокне совершенно независимо от каких бы то ни было нервных центров. Более широкое распространение получила неврогенная теория, приверженцы которой считали, что центрами маточных сокращений является исключительно центральная нервная система.

Однако многочисленные опыты с кураре, а также клинические наблюдения родовой деятельности при разрывах спинного мозга убедительно доказали независимость деятельности матки от головного мозга и цереброспинальной системы. Тогда возникло предположение о существовании автономных нервных центров в самом органе.

Гистологические исследования по вопросу о наличии ганглиозных клеток в стенке матки привели исследователей к противоположным мнениям. Подавляющее большинство авторов (Синицын, 1916; Беляев, 1941; Оноприенко, 1955; Гурвич, 1960; Зорина, 1965 и др.) высказываются против существования нервных клеток в стенке органа, другие (Разумовский, 1881; Навронский, 1894) утверждают, что находили нейроны в маточной стенке, но приводимые ими иллюстрации неубедительны.

В последующие годы в результате тщательных гистологических, а также экспериментально-морфологических исследований факт отсутствия нервных клеток в стенке матки наземных млекопитающих был окончательно установлен (Беляев, 1941). Широкое распространение получила точка зрения, согласно которой спонтанные сокращения матки имеют миогенную природу, и нервные влияния выполняют лишь регулирующую функцию (Яковлев, 1965).

В свете вышеизложенного особый интерес представляет наличие большого количества нейронов в стенке матки исследованных дельфиновых. Их функция, на наш взгляд, заключается в усилении сократительной активности матки при родовом акте в воде, что обеспечивает изгнание крупного плода из полости матки, сокращает время родов, уменьшая риск новорожденного захлебнуться при первом вдохе.

Хорошо развитый ганглионарный аппарат матки дельфинов может служить примером морфологической адаптации этих животных к водной среде обитания.

С другой стороны, наличие ганглиозных элементов в стенке матки дельфинов непосредственно связано с формой тазового сплетения у этих животных. Согласно литературным данным (Кукушкин, 1935; Рахишев, 1971) при компактном типе тазового сплетения нервные клетки сконцентрированы в общей его части и отсутствуют во вторичных интрамуральных сплетениях органов малого таза. При диффузном же типе строения наоборот клетки рассеяны по всем этим органам.

Последний тип строения тазового сплетения характерен для дельфиновых (Нечаева, 1982) и, по-видимому, для всех китообразных (Леонтюк и др., 1978). Как известно, в плане эволюционного развития нервной системы дисперсный тип строения рассматривается как филогенетически более ранний (Шевкуненко, Геселевич, 1935; Лашков, 1963 и др.). И следствием именно такой формы тазового сплетения является формирование множества микроганглиев, которые выполняют роль местных центров нервной регуляции, обеспечивая особенности функционирования в водной среде (в первую очередь, родовую деятельность).

6 0—1052

Иными словами, мы имеем дело с исходно примитивной структурой, которая в данном случае обеспечивает специализацию функций. Подобные взаимоотношения между структурой и функцией описаны М. Ф. Ковтуном (1981) на примере группы рукокрылых. Автор приходит к выводу о том, что специализация функции не всегда требует специализации структур, обеспечивающих данную функцию, она может быть обеспечена исходно примитивными структурами.

Бакшеев Н. С., Агарков Г. Б., Михайленко Е. Т. Инстрамуральная иннервация мышцы матки в разные сроки беременности // Акушерство и гинекология.— 1968.— № 3.— С. 3—6.

Беляев Е. И. Современное состояние вопроса об иннервации матки и влагалища // Там же.— 1941.— № 2.— С. 1—5.

Гавронский Н. Г. Материалы к гистологии влагалища и шейки матки : Дис.— Харьков, 1884.

Гурвич А. С. Чувствительная иннервация влагалища и матки // Строение и реактивные свойства афферентных систем внутренних органов.— М. : Медгиз, 1960.— С. 136—159.

Зорина А. А. Материалы к морфологии афферентной иннервации влагалища и матки : Автореф. дис. ... канд. мед. наук.— Л., 1965.— 30 с.

Ковтун М. Ф. К вопросу о соотношении структуры и функции в филогенезе.// Современные проблемы эволюционной морфологии животных.— М. : Наука, 1981.— С. 49—50.

Колосов Н. Г. Иннервация внутренних органов и сердечно-сосудистой системы.— М.: Л. : Изд-во АМН СССР, 1954.— 264 с.

Кукушкин А. К. К анатомо-топографической характеристике франкенгейзеровского сплетения // Акушерство и гинекология.— 1935.— **11**, кн. 1.— С. 15—22.

Лашков В. Ф. Иннервация органов дыхания.— М. : Медгиз, 1963.— 248 с.

Леонтюк Л. А. Экспериментально-морфологический анализ источников чувствительной иннервации яичников // Морфология перифер. нервной системы.— Минск : Наука и техника, 1966.— С. 32.

Леонтюк А. С., Большова Е. И., Дечко В. М., Слука Б. А. Дисперсный тип строения вегетативной нервной системы в эмбриогенезе китообразных // Структурно-функциональная организация вегетативных ганглиев.— Минск : Наука и техника, 1978.— С. 90—91.

Нечаева О. В., Покровницкая Е. Н. Внутриорганные нервы матки дельфинов при ее различных функциональных состояниях // Морские млекопитающие.— М., 1978.— С. 247—248.

Нечаева О. В. Функциональная морфология нервного аппарата гениталий самок дельфиновых : Автореф. дис. ... канд. биол. наук.— Киев, 1982.— 30 с.

Оноприенко Н. В. О состоянии нервного аппарата влагалища и матки при беременности // Акушерство и гинекология.— 1955.— № 1.— С. 13—19.

Разумовский М. О. О нервах слизистой оболочки беременной матки у млекопитающих : Дис.— СПб, 1881.

Рахишев А. Р. Морфология тазового сплетения.— Алма-Ата, 1971.— 133 с.

Синицын Д. А. К вопросу о нервных окончаниях в матке и влагалище у млекопитающих : Дис.— Казань, 1916.

Шевкуненко В. Н., Геселевич А. М. Типовая анатомия человека.— Л.; М. : Биомедгиз, 1935.— 232 с.

Шиндин С. М. Микроморфология тазового нервного сплетения сельскохозяйственных животных : Автореф. дис. ... докт. вет. наук.— Л., 1961.— 45 с.

Яковлев И. И. О структуре и физиологии мускулатуры беременной матки // Акушерство и гинекология.— 1965.— № 2.— С. 3—9.

Институт зоологии им. И. И. Шмальгаузена
АН УССР (Киев)

Получено 24.06.87